Aus dem Anatomischen Institut der Universität Marburg
(Lehrstuhl I: Professor Dr. med. J. W. Rohen)

Histologische und morphometrische Untersuchungen zur Struktur der Vogelnetzhaut

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades
der Zahnheilkunde

dem Fachbereich Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Rüdiger Wagner
aus Marburg (Lahn)

Marburg 1972

Druck: Görich & Weiershäuser, Marburg

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Marburg
(Lehrstuhl I: Professor Dr. med. J. W. Rohen)

Histologische und morphometrische Untersuchungen zur Struktur der Vogelnetzhaut

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades
der Zahnheilkunde

dem Fachbereich Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Rüdiger Wagner
aus Marburg (Lahn)

Marburg 1972

Druck: Görich & Weiershäuser, Marburg

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Angenommen vom Fachbereich Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg am 14. November 1972

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereiches

Dekan: Prof. Dr. H. Oepen
Referent: Prof. Dr. J.W. Rohen
Correferent: Prof. Dr. Dr. H. Heuser

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	1
Material und Methoden	3
Morphometrische Methodik	5
Untersuchungsergebnisse	7
1. Allgemeine Befunde	7
2. Spezielle Befunde	18
Diskussion	33
Zusammenfassung	39
Literaturverzeichnis	41

Einleitung

Die Struktur der Vogelnetzhaut wurde im Hinblick auf das Problem der Zentralisation bisher noch nicht genauer analysiert. Das Vogelauge schien für eine derartige quantitativ morphometrische Analyse besonders geeignet, weil hier die gegenseitige Abgrenzung der Netzhautschichten am besten unter allen Wirbeltieren möglich ist. Zum Beispiel gibt es fast nie "versprengte" Horizontalzellen, Bipolaren oder Opticusganglienzellen, während diese bei Säugern und Reptilien häufig vorkommen. Außerdem kann das Vogelauge tagesaktiver Arten als ein hochdifferenziertes Organ angesprochen werden, was sich u.a. auch in der Entwicklung fovealer Strukturen (meist sind zwei oder sogar drei Foveae vorhanden) zeigt.

Unter Zentralisation versteht Rohen (1958) die zunehmende Differenzierung und Individualisierung der neuronalen Gliederung in der Netzhaut der höheren Primaten zur Fundusmitte hin.

Ein weiterer Gesichtspunkt, unter dem die Struktur der Retina zu verstehen ist, wird mit dem Begriff der S u m m a t i o n charakterisiert. Je mehr Sehzellen dabei auf eine Opticusganglienzelle geschaltet (summiert) sind, desto größer werden die Schalteinheiten. Die Vergrößerung der Schalteinheiten bewirkt ein gröberes Bildkorn und damit eine Herabsetzung des räumlichen Auflösevermögens bei gleichzeitiger Erhöhung der Lichtempfindlichkeit. Der Begriff Zentralisation beinhaltet dagegen mehr die zur Fundusmitte hin zunehmende Individualisierung, d.h. Verkleinerung der Schalteinheiten. Zentralisation und Summation stehen sich damit polar gegenüber, denn Zentralisation bringt

eine Steigerung des Auflösungsvermögens bei gleichzeitiger Herabsetzung der Lichtempfindlichkeit mit sich. Aus diesen Überlegungen ergibt sich, daß die Summation bei den Nacht- bzw. dämmerungsaktiven Tieren, die Zentralisation dagegen bei den tagesaktiven Tieren vorherrschen muß. Entsprechende Hinweise dafür sind auch bei Lockie (1952), Tansley (1959-1961), Düker (1957, 1959), Oehme (1961, 1962) sowie Rohen und Castenholz (1967) zu finden.

Neben den rein projektiven Verknüpfungen, denen jeweils wechselnde Schaltmuster zugrunde liegen, existieren noch andere Verbindungen, deren Bausteine u.a. Horizontalzellen und Amakrine sind. Dadurch erhöhen sich die Schaltmöglichkeiten weiter. Neuronale Hemmvorgänge im Bereich dieser horizontalen Verknüpfungen sind dabei die Grundlage für Kontrasterscheinungen und zeitliche Auflösung einer Bewegung (Schwarzkopff, 1960). Die quantitativ morphologische Situation in der Schaltzellenversorgung (Schaltzelle pro Sehzelle) kann ein Maß für den Reichtum der Retina an derartigen Querverbindungen sein.

In dieser Untersuchung wird das Hauptaugenmerk vor allem auf die histologische Struktur der Retina und ihre Schichtengliederung gerichtet. Insbesondere wurden die Schichtdicken der einzelnen retinalen Schichten an verschiedenen Stellen des Auges gemessen, um erste Anhaltspunkte für die projektiven Verknüpfungen der Schichten untereinander zu bekommen. Die quantitative Analyse der Zellelemente selbst innerhalb der einzelnen Schichten wurde am gleichen Material von Klingelhöffer (1972) durchgeführt.

Material und Methoden

Insgesamt konnten die Augen von 12 verschiedenen Vogelarten histologisch untersucht werden:

2 Haussperlinge	(Passer domesticus)
2 Dompfaffe	(Pyrrhula pyrrhula)
1 Kernbeißer	(Coccothraustes coccothraustes)
2 Amseln	(Turdus merula)
2 Stare	(Sturnus vulgaris)
1 Meise	(Parus major)
1 Specht	(Dendrocopus major)
1 Dohle	(Coloeus monedula)
1 Krähe	(Corvus frugilegus)
1 Falke	(Falco tinnunculus)
10 Tauben	(Columba domestica)
2 Enten	(Anas domestica)

Bei allen erjagten oder verletzt eingelieferten Tieren sowie bei den Hausenten wurden die Augen lebensfrisch fixiert und anschließend sofort bearbeitet.

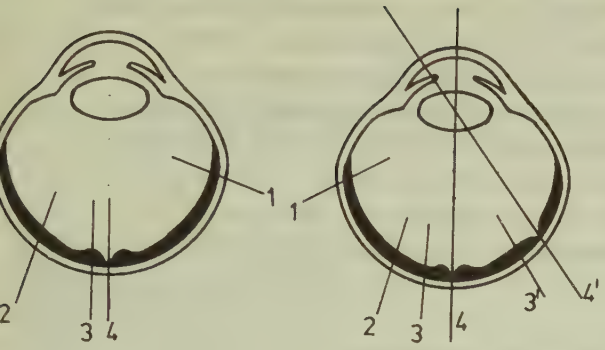
Zuerst wurde die Cornea leicht geschlitzt. Danach wurde dann unter mäßigem Druck durch diesen Schlitz etwas Fixationsmittel injiziert. Nach sorgfältiger Entfernung des Bulbus wurden dann die Corneae ganz entfernt und das Auge in die Fixationslösung eingelegt. Alle Augen wurden mindestens zwölf Stunden im Fixationsgemisch belassen. Folgende Fixationsmittel wurden verwandt:

1. 5 %iges gepuffertes, isotones Formalin
2. 5 % Glutaraldehyd + Sörensenpuffer
3. Glutaraldehydlösung (nach Florèz Cossio 1971)

Die Formalinfixation ergab teilweise gute Erfolge, führte aber immer unter Ablösung der Retina zu starker Faltung der inneren Augenhäute. Nach Glutaraldehydfixation bleibt die Retina meist gestreckt, aber nach wie vor vom Pigmentepithel abgelöst und das Gewebe in seiner Gesamtheit wesentlich stärker geschrumpft als bei allen anderen Mitteln. Die besten Resultate erzielten wir mit dem Fixationsgemisch nach Florèz Cossio, bei dem nur geringere Schrumpfungen erfolgten, und die Retinaschichten am besten erhalten waren.

Die Augen wurden in der Regel fünfzehn Minuten in 80 %igem Methanol gespült, anschließend in einer Methanol-Methylbenzoat-Gemischreihe entwässert und dann über Methylbenzoat in Paraffin/Parablast eingebettet. Um eine mechanische Beschädigung des Auges und Ablösung bzw. Einrollung der Netzhaut zu verhindern, wurde der Bulbus erst nach dem ersten Paraffinbad kalottiert. Bei der Einbettung der Augen und Zutrimmung der Parablastblöcke wurde darauf geachtet, daß die Fovea, die immer schon makroskopisch deutlich zu erkennen war, horizontal geschnitten werden konnte. Als Anhaltspunkt für die Schnittrichtung dienten die Lage des Pekten und vorher am Bulbus angebrachte Markierungen. In der Regel wurden Schnittserien angefertigt, die sich über den ganzen hinteren Bulbus erstreckten. Die Schnitte mit einer Schichtdicke von durchschnittlich 10 u wurden anschließend mit HE oder van Gieson gefärbt. Nur gute und artefaktfreie Schnitte, die genau durch die Foveamitte bzw. Areamitte verliefen, wurden weiter ausgewertet.

Abb. 1



Schema über die gewählten Meßorte bei Augen:

a) mit einer Fovea
b) mit zwei Foveae

Meßorte:
1) oranahe Region
2) Fundusmitte
3) parafoveale Region
4) Foveazentrum

Morphometrische Methodik

An vier topographisch definierten Meßorten wurden die verschiedenen Schichtdicken der Retina ausgemessen.

Meßort 1 lag dabei in Oranähe, ca. 100-200 u von dieser Stelle entfernt. Es mußte immer eine klare Gliederung der Schichten zu erkennen sein.

Meßort 2 lag genau im Funduszentrum.

Meßort 3 stellte die stärkste Aufwertung der parafovealen Region dar.

Meßort 4 lag im Zentrum der Fovea- oder Areacentralis.

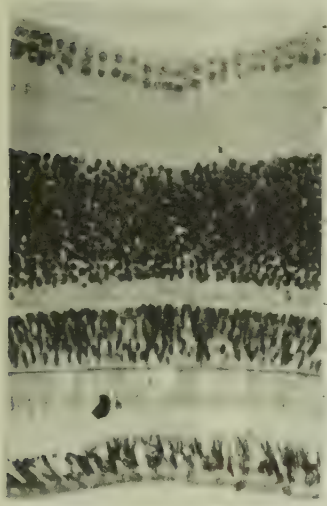
Die morphometrische Auswertung erfolgte mit dem Wild-Forschungsmikroskop M 20 mit Zeicheneinrichtung und mit dem Ultraphot II (Zeiß, Oberkochen). Beide Geräte wurden mit Hilfe eines Objektmikrometers geeicht. Von allen histologischen Präparaten wurden Mikrophotos hergestellt, wobei immer für jede Vergrößerung und für jeden Film speziell die entsprechenden Maßstäbe mitphotographiert wurden, so daß eine spätere Umrechnung der Maßstäbe überflüssig wurde.

Zur weiteren Auswertung wurden die Vergrößerungen der Mikrophotogramme mit hochtransparentem Zeichenpapier überklebt, auf das Umrisse und Strukturen der einzelnen Retinaschichten zur Vermessung übertragen wurden. Auf diese Weise wurde eine Wiederholung und Überprüfung der Auswertung ermöglicht.

Für die Übersichtsaufnahmen wurde eine 100fache Vergrößerung gewählt, die dann auf eine Bildgröße von 12,5 x 17,5 cm kopiert wurden. Zur Auswertung im Detail wurden 250fache, 385fache und 600fache Vergrößerungen benutzt. Alle Mikrophotos wurden auf ein Bildformat von 12,5 x 17,5 cm nachvergrößert. Für die Schichtenmessungen wurden die mitphotographierten Maßstäbe verwendet. Die Ergebnisse sind in der Tab. 1 zusammengestellt.

Abb. 2

Mikrophotogramm aus der Netzhaut von Columba domestica in der Foveamitte. (Originalvergrößerung 250fach; Haematoxylin-Eosin-Färbung)



Untersuchungsergebnisse

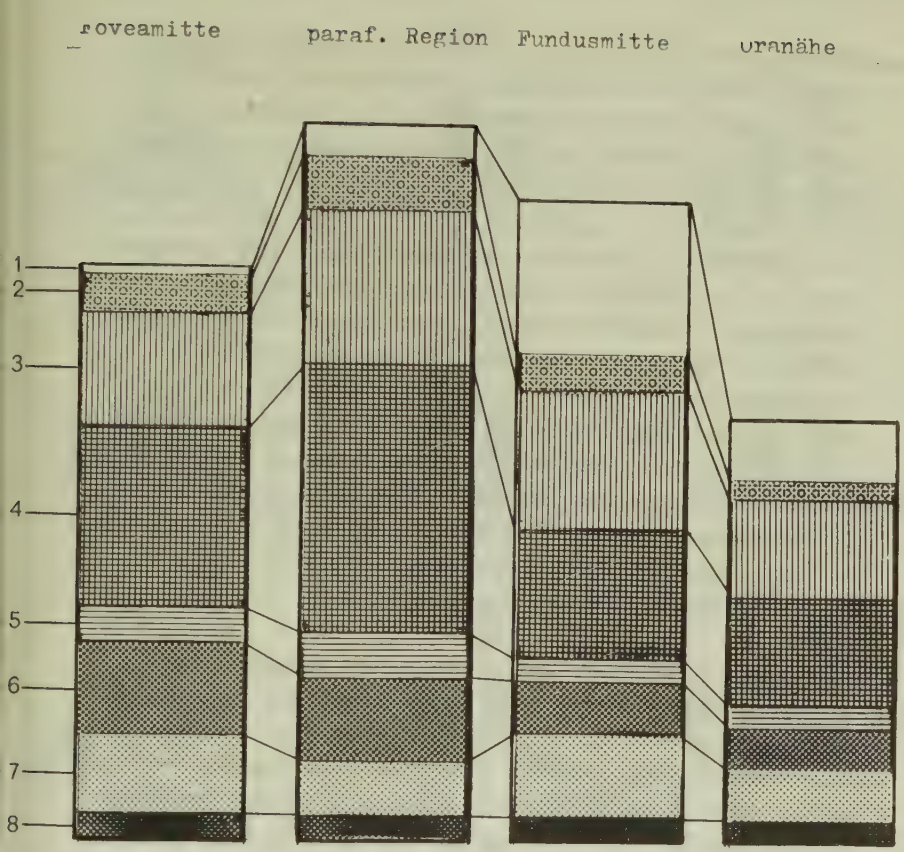
1. Allgemeine Befunde

Die Gliederung der einzelnen Schichten in der Vogelnetzhaut orientiert sich an den Verhältnissen in der Netzhaut der Säugetiere, aber in der Retina der Vögel finden sich die Schichten noch ausgeprägter und deut-

licher voneinander abgegrenzt als bei den Säugern, auf die zuerst die Bezeichnung der Schichten angewandt wurde.

Die von uns untersuchten Vogelarten, die zum Teil recht verschiedenen Familien angehören, zeigten prinzipiell einen einheitlichen Aufbau ihrer Netzhäute. Schon die histologische Feinheit und Dichtheit der Netzhautelemente gibt einen Hinweis auf die hohe Leistungsfähigkeit des Vogelauges. Die oft zarte Opticusfaserschicht, deren feine Fasern nur wenig Raum in Anspruch nehmen, wird gefolgt von der Schicht der Opticusganglienzellen, die nach Cajal in folgende Typen unterteilt werden: a) einschichtig sich in der inneren retikulären Schicht ausbreitende, teils euterförmige, große, mittlere und kleinere, teils multipolare, meist einer bestimmten Unterschicht der inneren Retikularis angehörend; b) vielschichtige multipolare, von drei Typen verschiedener Größe. Diffuse Ganglienzellen werden jedoch bei den Vögeln nicht beschrieben.

Die innere plexiforme Schicht, in der die Bipolaren und Amakrinen mit den Ganglion-Opticum-Zellen in Kontakt treten, ist durch ihren besonderen Reichtum an Fasern immer mächtig ausgeprägt und erscheint durch geringe Ausprägung von Stützsubstanz besonders rein und dicht. Die besondere Mächtigkeit und Reinheit dieser Schicht läßt darauf schließen, daß eine Vielzahl von intraretinalen Schaltmöglichkeiten vorhanden ist, die im Zusammenhang mit der hohen Leistungsfähigkeit des Vogelauges gesehen werden muß. Der inneren plexiformen Schicht entspricht eine ebenfalls mächtige innere Körnerschicht, deren rundliche, ziemlich kleine Kerne sehr regelmäßig angeordnet sind. Die auffallende



Schematische Darstellung der Veränderung des Retinagesamtquerschnitts und der einzelnen Schichten in naso-temporaler Richtung am Beispiel von Columba domestica.

(1) Optikusfaserschicht; (2) Optikusganglienzellschicht;
(3) innere plexiforme Schicht; (4) innere Körnerschicht;
(5) äußere plexiforme Schicht; (6) äußere Körnerschicht;
(7) Schicht der Stäbchen und Zapfen;

Stärke dieser Schicht ist nicht nur bedingt durch eine Vielzahl von Bipolaren, sondern auch durch eine große Anzahl von Amakrinen und Horizontalzellen, die verantwortlich sind für das gute Kontrast- und Bewegungssehen der Vögel.

Die äußere plexiforme und Körnerschicht sind im Gegensatz zu den inneren Schichten sehr viel schmaler. Es finden sich hier fast ausschließlich nervöse Elemente, wobei die Stützsubstanz eine nur untergeordnete Rolle spielt. Dies ist charakteristisch für alle von uns untersuchten Vogelarten und muß als typisch für die Vogelretina angesehen werden. Im Gegensatz dazu stehen die von Rohen und Castenholz 1967 gemachten Beobachtungen an Affenretinae, deren äußere Körnerschicht immer stärker ausgeprägt ist als die der inneren Körner.

Fast alle von uns untersuchten Arten besaßen eine gut ausgeprägte Fovea centralis mit wallartigem parafovealem Bereich. In diesem Bereich wächst vor allem die innere Körnerschicht und innere plexiforme Schicht, um im Zentrum der Fovea bis auf einen Bruchteil ihrer vorherigen Breiten abzunehmen. Opticusfaserschicht, Opticusganglienschicht und innere plexiforme Schicht verschwinden je nach Art fast völlig. Auch die anderen Schichten der Retina nehmen in starkem Maße ab und bewirken somit die tiefe Einsenkung der Fovea. Bis auf Anas dom., die eine streifenförmige Area centralis besitzt, hatten alle von uns untersuchten Vogelarten eine gut ausgebildete Fovea centralis.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Retinaquerschnitte und die Schichtdicken aller Retinaschichten der zwölf untersuchten Vogelarten an vier definierten

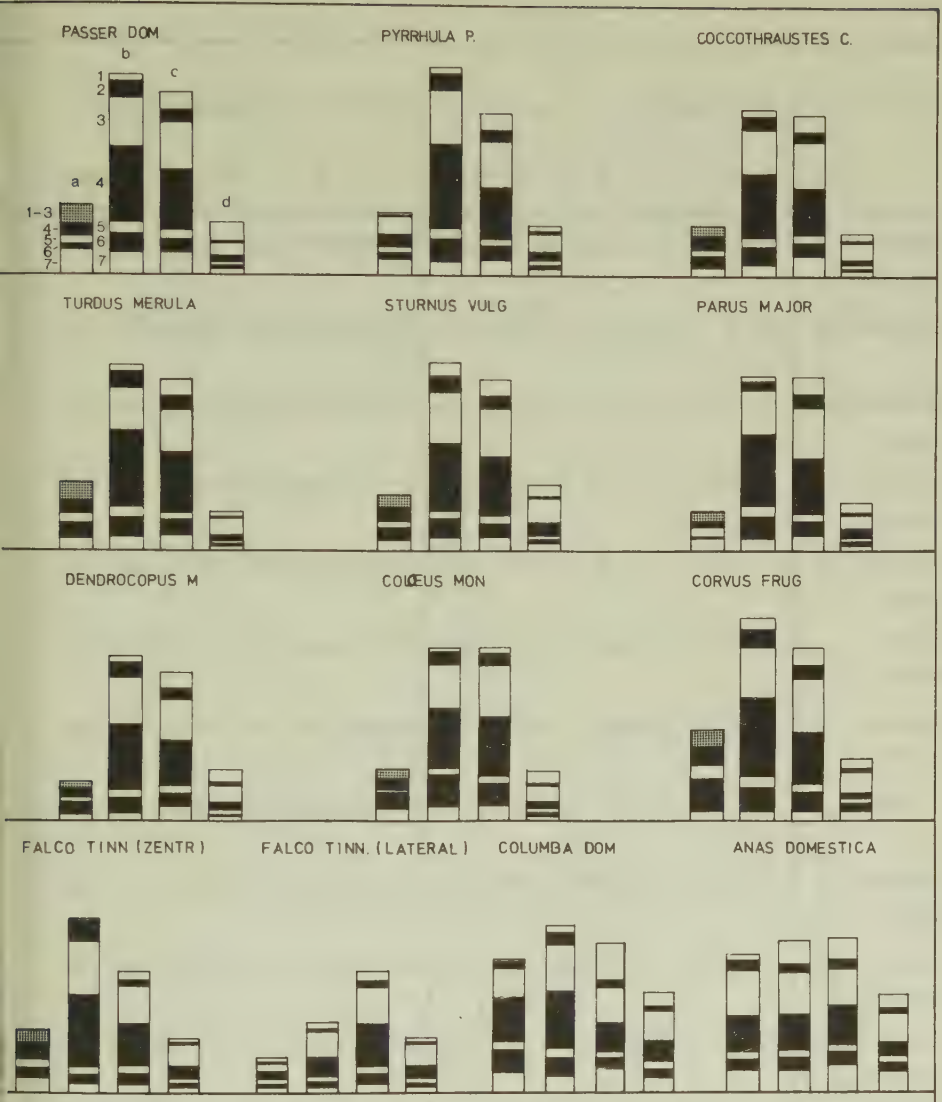


Abb. 4

Schema der Schichtengliederung der Netzhaut bei den Vögeln (vergl. Tab 1)

a Foveamitte
b parafoveale Region
c Fundusmitte
d Oranahe

1 - 7 Schichten der Netzhaut

Tab. 1

Spezies	Foveamitte								parafoveale Region							
	1	2	3	4	5	6	7	ges.	1	2	3	4	5	6	7	ges.
Passer dom.		32		18	10	10	35	105	9	26	73	114	15	30	32	299
Pyrrhula p.	2	5	25	20	9	12	22	95	10	27	80	126	15	36	19	313
Coccothraustes. c.		18		22	7	20	12	79	10	22	67	96	12	30	15	252
Turdus merula		30		20	12	25	15	102	8	25	64	116	14	30	20	277
Sturnus vulg.		20		22	8	20	15	85	19	25	76	104	10	30	18	282
Parus major		10		13	4	7	10	44	8	14	66	110	14	35	18	265
Dendrocopus m.		12		14	5	20	8	59	10	24	68	100	11	24	10	247
Coleus mon.		15		20	4	23	16	78	5	22	65	90	10	50	19	261
Corvus frug.		25		29	20	50	12	136	15	28	74	122	15	38	14	306
Falco tinn. (zentral)		20		25	11			95	2	32	80	108	10	15	15	262
Falco tinn. (lateral)	5	3	12	14	5	7	6	52	10	5	37	30	7	10	7	106
Columba dom.	2	13	42	68	12	35	28	200	10	20	68	87	15	29	22	251
Anas dom.	8	17	68	55	10	18	30	206	35	13	63	55	10	22	30	228

(1) Optikusfaserschicht; (2) Optikusganglienzellschicht; (3) inn. Schicht; (6) äußere Körnerschicht; (7) Schicht der Stäbchen und

Aufstellung der Einzelmessungen aller Schichten und der Gesamt-

Fundusmitte								Oranähe							
1	2	3	4	5	6	7	ges	1	2	3	4	5	6	7	ges.
24	21	69	92	13	22	30	272	22	5	18	11	3	5	7	71
24	20	68	78	10	22	20	242	8	6	25	15	5	7	8	74
25	18	67	72	10	22	27	241	10	5	25	10	3	6	6	65
25	18	65	91	12	23	22	256	8	3	24	10	3	5	6	59
25	20	73	90	10	22	20	260	16	5	35	22	5	7	8	98
25	21	75	85	10	22	24	262	15	6	18	15	4	7	7	72
25	18	60	70	10	22	18	223	18	6	24	12	5	5	6	76
8	19	77	90	10	35	22	261	18	5	22	12	5	7	5	74
25	22	80	80	10	32	12	261	14	6	30	10	7	12	12	91
13	12	55	65	10	17	12	184	5	5	32	20	7	7	6	82
13	12	55	65	10	17	12	184	5	5	32	20	7	7	6	82
57	12	53	45	8	18	32	225	22	8	44	32	10	15	20	151
34	15	65	61	10	20	28	233	23	8	43	22	10	15	28	149

plexiforme Schicht; (4) inn. Körnerschicht; (5) äußere plexiforme Zapfen

dicken der Retinaquerschnitte an den vier definierten Meßorten.

Meßorten bestimmt, wobei sich bei allen Vögeln ein kontinuierlicher Anstieg der Schichtdicken von Oranähe zur Fundusmitte hin zeigte, der zum Teil so erheblich war, daß in der Fundusmitte z.B. bei Turdus merula die über dreifache Dicke gemessen wurde.

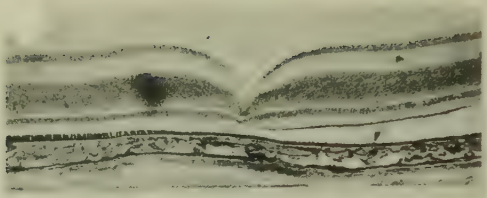
Die Gesamtstärke der Schichten bei den untersuchten Vogelarten schwankte zwischen 59 µ und 91 µ in Oranähe, wobei nur Columba dom. und Anas dom. mit den wesentlich höheren Werten von 151 µ bzw. 148 µ hervorstachen. In Fundusmitte lagen die Werte recht einheitlich um 250 µ, dabei zeigte nur der Falke einen geringeren Wert von 184 µ. Die absoluten Werte an quergeschnittenen Netzhäuten variieren in der parafovealen Region zwischen 228 µ und 313 µ, in der Foveamitte zwischen 44 µ und 136 µ. Hierbei zeigen Columba dom. und Anas dom. als Vertreter relativ seichter Foveae bzw. Areae centrales die wesentlich höheren Werte von 200 µ bzw. 206 µ. Das bedeutet, daß die Zunahme der Gesamtstärke von der Peripherie zur Fundusmitte hin bei den verschiedenen Arten zwischen 49 % bei Columba dom. und 334 % bei Turdus merula schwankt. In der Regel lag sie jedoch bei Werten von 200-250 %, wobei die Veränderung bei Columba dom. und Anas dom. besonders gering und bei Turdus merula und Passer dom. besonders hoch ist.

Die Dickenzunahme der Retina kommt, wie aus Tab. 1 ersichtlich, durch eine Verbreiterung aller Retinaschichten zustande. Dabei beteiligen sich die innere plexiforme Schicht und die Körnerschicht stärker an der Zunahme, als die Schicht der Opticusganglien und Rezeptoren. Im Gegensatz zu den Primaten, bei denen die Zahl der Photorezeptoren die der bipolaren Zellen stets übertrifft, ist bei den Vögeln die Schicht der äußeren Körner immer geringer, als die der inneren.

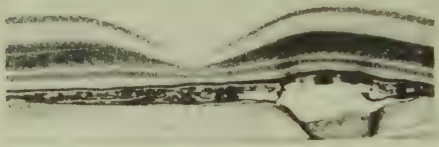
Tab. 2 zeigt die sich einerseits von der Peripherie zur Fundusmitte, andererseits zur parafovealen Region bzw. Foveamitte hin verändernden Relationen der Schichtdicken der inneren und äußeren Körnerschichten in Beziehung zur Opticusganglienzellschicht. Dabei zeigt sich, daß die innere Körnerschicht zum Zentrum hin wesentlich stärker anwächst als die äußere Körnerschicht. In besonders starkem Maße ist dies im parafovealen Bereich zu beobachten.

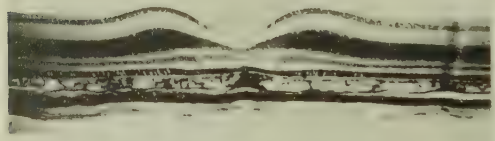
Obwohl die Werte der ausgemessenen Schichtdicken nicht als absolut angesehen werden dürfen, zeigte sich beim Vergleich der äußeren Körnerschicht zur Opticusganglienzellschicht von der Oranähe zum Zentrum hin eine Zentralisationstendenz, die durch das kleiner werdende Zahlenverhältnis ausgedrückt wird.

Bei der Betrachtung der reinen Schichtdicken und deren Relationen zueinander darf nicht vergessen werden, daß darin die Zahl der Kerne pro Flächeneinheit nicht berücksichtigt ist. Verknüpft man die sich ändernden Kernzahlenwerte von Oranähe zur Fundusmitte hin (Dissertation Klingelhöffer) mit den sich verändernden Schichtdicken, so ergibt sich dafür ein Maß für die sich verändernde Dichte der Zellkerne. Diese Werte, die aus Tab. 4 entnommen werden können, zeigen eine Differenz der Veränderung der Schichtdichten innerhalb der beiden Kernschichten von Oranähe zur Fundusmitte hin, bei deren Vergleich direkt abzulesen ist, wie stark die neuronale Verknüpfung ist. Daran ist eine Zentralisation abzulesen, die bei fast allen untersuchten Vorgelarten auf diese Weise nachgewiesen werden konnte. Der sich aus Werten ergebende Zentralisationsgrad ist jedoch nur mit Einschränkungen zu betrachten.

a  Passer domesticus

Pyrrhula pyrrhula

c  Coccothraustes c.

d  Turdus merula

e Sturnus vulgaris

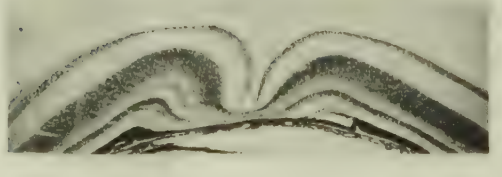
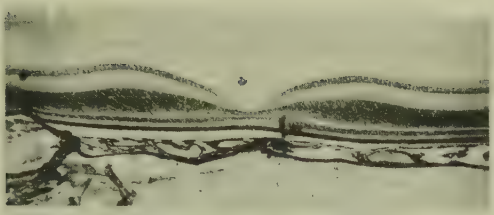
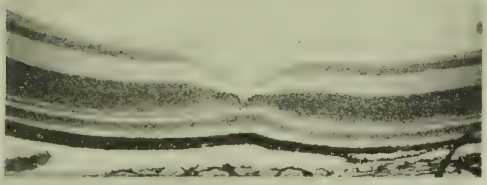
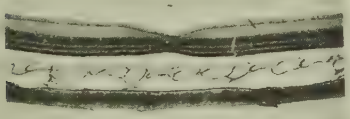
f  Parus major

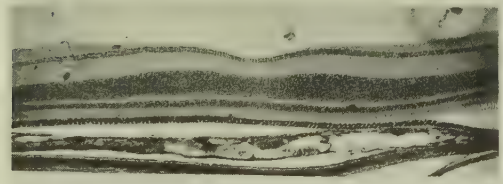
Abb. 5 a-f

g  Dendrocopus medius

h Coloeus monedula

 Corvus frugilegus

k  Falco tinnunculus

l  Columba domestica

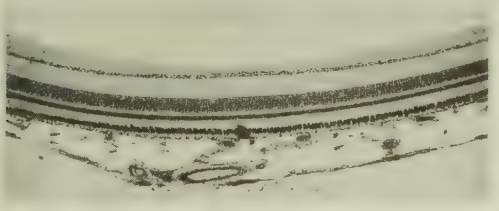
m  Anas domestica

Abb. 5 g-m

2. Spezielle Befunde

Alle von uns untersuchten Vogelarten bis auf Columba dom. und Anas dom. verfügen über recht ausgeprägte foveale Strukturen, deren Gestalt im einzelnen etwas differierte. Auffällig dabei war die verschiedene Ausprägung einer fovea centralis bei Columba dom., bei der Variationen von seicht bis mitteltief vorgefunden wurden. Ob das am verschiedenen Grad der Domestication lag, oder ob es sich doch um verschiedene Rassen handelte, läßt sich im nachhinein nicht mehr feststellen. Artefakte sind ausgeschlossen.

Zur speziellen Auswertung wurden die einzelnen Schichtdicken der Retinagesamtquerschnitte in den vier Meßbereichen einzeln ausgemessen und in Tab. 1 zusammengestellt. Tab. 2 gibt eine Übersicht über die Veränderung der Verhältnisse der drei Körnerschichtdicken von der Peripherie der Netzhaut zum Zentrum hin. Um eine bessere Übersicht über die Veränderung der Gesamtquerschnitte in den vier Meßorten erlangen zu können, wurde in Tab. 3 die prozentuale Zunahme der Querschnitte gesondert aufgeführt. Tab. 4 gibt die exakten Werte der sich verändernden Kerndichten von Meßort 1 nach Meßort 2 wieder. Aus dem Vergleich der Dichtenveränderung in der Opticusganglienschicht mit der Veränderung in der Rezeptorenschicht ergibt sich durch die errechnete Differenz ein relatives Maß für den Zentralisationsgrad der Retinae der untersuchten Vogelarten.

Spezies	Foveamitte		Parafoveale Region				Fundusmitte				Orabereich			
	äK	iK	Og	iK	äK	äK	iK	Og	iK	äK	äK	iK	Og	iK	äK	äK	iK
Passer dom	1	1,8	1	4,4	1,1	1	3,7	1	4,4	1,4	1	4,2	1	2,2	1	1	2,2
Pyrrhula p.	1	1,7	1	4,7	1,3	1	3,5	1	3,9	1,1	1	3,5	1	2,7	1,2	1	2,3
Coccothraustes c.	1	1,1	1	4,4	1,4	1	3,2	1	4,0	1,2	1	3,3	1	2,0	1.2	1	1,7
Turdus merula	1	0,8	1	4,6	1,2	1	3,9	1	5,0	1,3	1	4,0	1	3,3	1,6	1	2,0
Sturnus vulg.	1	1,1	1	4,2	1,2	1	3,5	1	4,5	1,1	1	4,1	1	4,4	1,4	1	3,1
Parus major	1	1,9	1	7,8	2,5	1	3,1	1	4,0	1,0	1	3,9	1	2,5	1,2	1	2,1
Dendrocopus m.	1	0,7	1	4,2	1,0	1	4,2	1	3,9	1,2	1	3,2	1	2,0	0,8	1	2,4
Coleus mon.	1	1,0	1	4,1	2,3	1	1,8	1	4,7	1,8	1	2,6	1	2,4	1,4	1	1,7
Corvus frugil.	1	0,58	1	4,4	1,4	1	3,2	1	3,6	1,4	1	2,5	1	1,7	2,0	1	0,8
Falco (zentral)	1		1	3,4	4,7	1	7,2	1	5,4	1,4	1	3,8	1	4,0	1,4	1	2,8
Falco (lateral)	1	2,0	1	6,0	2,0	1	1,0	1	5,4	1,4	1	3,8	1	4,0	1,4	1	2,8
Columba dom.	1	1,9	1	4,3	1,5	1	0,7	1	3,7	1,5	1	2,5	1	4,0	1,9	1	2,1
Anas dom.	1	0,3	1	4,2	1,7	1	2,5	1	4,1	1,3	1	3,1	1	2,7	1,9	1	1,5

Vergleich der Relationen der Schichtdicken in Beziehung zur Optikusganglienzellschicht bzw. zur äußeren Körnerschicht.

Og=Optikusganglienzellschicht; iK=innere Körnerschicht; äK=äußere Körnerschicht

a) Haussperling (Passer domesticus)

Passer domesticus besitzt eine recht gut ausgebildete zentrale Fovea, in deren Tiefe die Opticusganglienzellschicht bis auf einige versprengte Zellen völlig verschwindet. Auch die Schicht der Bipolaren und der äußeren Körner reduziert sich auf rund 1/4 bzw. auf 2/3. Die Dickenzunahme von Foveamitte zu parafoveal ist 185 %, von Oranähe zur Fundusmitte 290 %, was einer Dickenzunahme von rund 200 µ entspricht. Die wallartige Umgrenzung der Fovea, das ist die Differenz von Meßort 2 und 3, beträgt 27 µ, das sind 9,9 %. Auffällig dabei ist, daß die Einsenkung zum Foveagrund nicht symmetrisch verläuft, sondern temporal steiler ist, während nach nasal hin die Einsenkung flacher verläuft. Gleichzeitig nimmt die Opticusfaserschicht nach nasal stärker zu, als nach temporal. Die Verhältnisse der Schichtdicken von Opticusganglienzellen, inneren Körnern und äußeren Körnern, wobei die Opticusganglienzellen 1 gesetzt wurden, verändern sich von Meßort 1 zu 2 - 3 von 1 : 2,2 : 1 nach 1 : 4,4 : 1,4 nach 1 : 4,4 : 1,1, das Verhältnis von äußeren zu inneren Körnern von 1 : 2,2; 1 : 4,2; 1 : 3,7 und 1 : 1,8 in der Foveamitte.

b) Dompfaff (Pyrrhula pyrrhula)

Bei Pyrrhula pyrrhula findet sich ebenfalls eine recht tiefe Fovea von ähnlicher Gestalt wie bei Passer domesticus. Etwas ausgeprägter ist hier die wallartige Aufwerfung der Ränder. Im ganzen erscheint die Fovea keilförmiger. Die Differenz der Gesamtdicke von der Foveamitte und zur parafovealen Region, was ein Maß

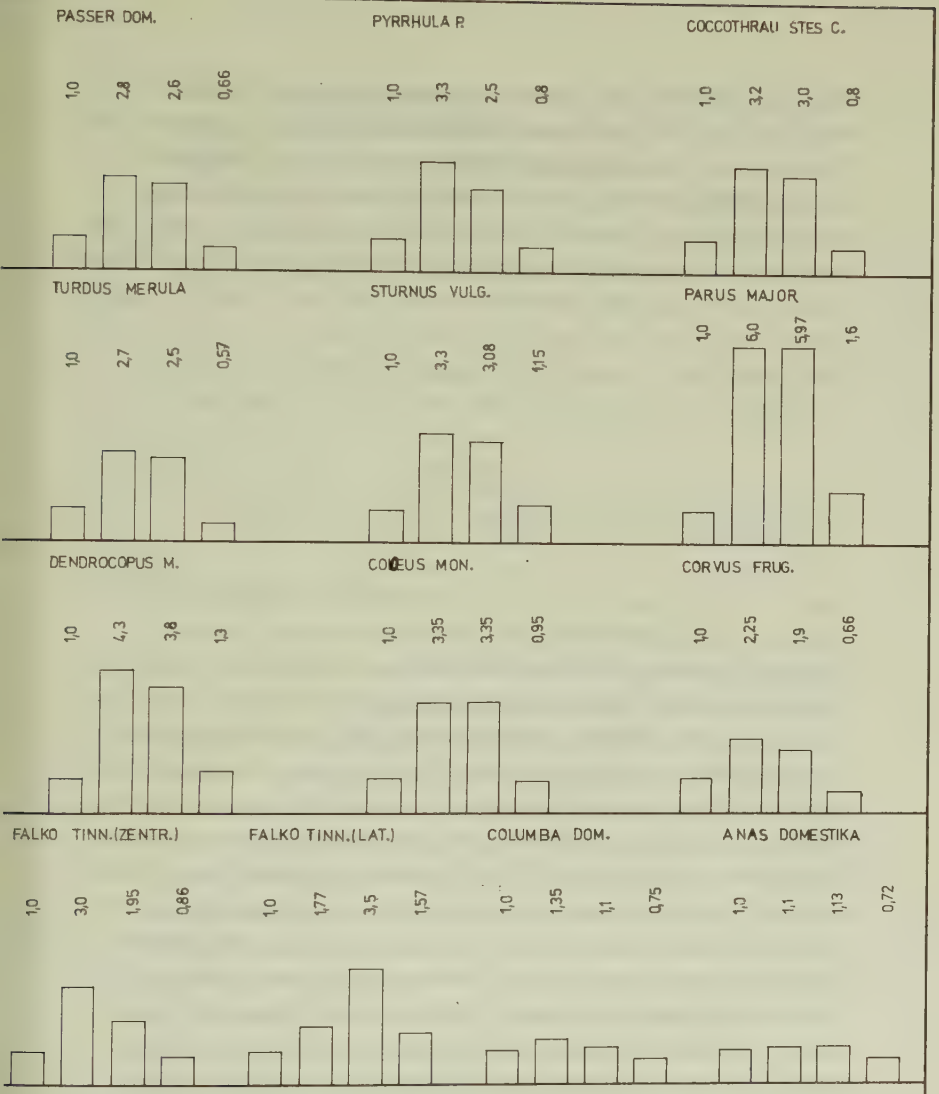


Abb. 6 Relationen der Gesamtdicke der Retina in den 4 Messbereichen

für die Foveatiefe darstellt, beträgt hier 218 µ d.h. 230 %, sie ist also insgesamt tiefer als bei Passer. Der Retinaquerschnitt an den vier Meßorten beträgt 7[illegible] µ, 242 µ, 313 µ, 95 µ, was einer Zunahme von Oranähe zur Fundusmitte hin von 222 % entspricht. Die Verhältnisse der drei Kernreihen verändern sich an den vier Meßorten von
1 : 2,7 : 1,2; 1 : 3,9 : 1,1 zu 1 : 4,7 : 1,3;
das Verhältnis äußere zu innere Körner von 1 : 2,3; 1 : 3,5; 1 : 3,5 zu 1 : 1,7.

c) Kernbeißer (Coccothraustes coccothraustes)

Ganz ähnlich wie bei Passer und Pyrrhula pyrrhula ist die Form der Fovea bei Coccothraustes coccothraustes, wenn auch symmetrischer. Auch hier vollzieht sich die Schichtenreduktion vor allem in der Opticusfaserschicht, der Opticusganglienzellschicht der inneren plexiformen sowie der inneren Körnerschicht. Die anderen Schichten werden hier zwar auch reduziert, aber nicht im gleichen Maße. Die Einsenkung zur Foveamitte zu, in der keine Opticusganglienzellen mehr vorhanden sind, geschieht allmählicher und in einem weiteren Bezirk. Dadurch entsteht auch nicht der typische Wall, der durch Beiseitedrängen aller Schichten entsteht, sondern die Differenz von der Fundusmitte zur parafovealen Region beträgt nur rund 11 µ. Die Dichte der Zellkerne aller Schichten scheint im parafovealen Bereich jedoch größer zu sein. Trotz der relativen Weite der Fovea ist ihre Tiefe nicht gering. Die Differenz Foveamitte zu parafovealer Region beträgt 173 µ, das sind 219 %.

Die Zunahme des Gesamtquerschnittes der Retina von Orabereich zur Fundusmitte hin beträgt 176 µ bzw. 270 %. Diese ist damit wesentlich größer als bei Pyrrhula und etwas schwächer als bei Passer. Der relative Schichtenzuwachs der einzelnen Kernschichten zur Opticusgangliezellschicht von Meßpunkt 1 bis 3 beträgt 1 : 2 : 1,2; 1 : 4,0 : 1,2; 1 : 4,4 : 1,4.

Die Schichtenrelation von äußerer zu innerer Körnerschicht verhält sich in den Meßpunkten 1 - 4: 1 : 1,7; 1 : 3,3; 1 : 3,2 und 1 : 1,11.

d) Amsel (Turdus merula)

Die Form der Fovea von Turdus merula unterscheidet sich von den vorherbeschriebenen in der Weise, daß hier eine auffälligere Umwallung der auch recht tiefen Fovea zu finden ist. Der Übergang von Fundusregion in Fovearegion verläuft geschwungen. Die Absenkung zur Tiefe hin ist gleichmäßig und gerade und läuft in einer relativ scharfen Kerbe aus. An der Schichtenreduktion sind wiederum alle Schichten beteiligt, wobei auch hier wiederum die Opticusfasern und Opticusganglienzellen fast völlig verschwinden und innere plexiforme und innere Körnerschicht auf ein Bruchteil ihrer vorherigen Stärke absinken. Äußere plexiforme und äußere Körnerschicht beteiligen sich am wenigsten an der Schichtenreduktion. Die Differenz aus Foveamitte und parafovealem Bereich beträgt 124 µ (120 %). Die Dickenzunahme der Gesamtretina ist beträchtlich; sie wächst von Meßpunkt 1 auf Meßpunkt 2 von 59 auf 256 µ um 197 µ (334 %). Die relative Schichtenzunahme bezogen

auf die Opticusganglienzellschicht beträgt von Meßort 1 - 3: 1 : 3,3 : 1,6; 1 : 5,0 : 1,3; 1 : 4,6 : 1,2. Die relative Veränderung der inneren Körnerschicht zur äußeren Körnerschicht beträgt 1 : 2; 1 : 4; 1 : 3,9; 1 : 0,8.

e) Stare (Sturnus vulgaris)

Im Gegensatz zu Turdus merula fällt bei Sturnus vulgaris eine Umwallung der Fovea kaum auf. Die Einsenkung zum Foveagrund ist steil und die Grube recht eng. Die Schichten beteiligen sich in gleicher Weise wie bei den vorherbeschriebenen Vogelarten an der Einsenkung, nur daß hier die Opticusganglienzellen am Foveagrund völlig verschwinden. Der Retinaquerschnitt am Foveagrund beträgt 86 u, in der parafovealen Region 282 µu; das ist ein Dickenunterschied von 197 µ (231 %). Die Querschnittsänderung von Ora~he zur Fundusmitte beträgt 1 : 4,4 : 1,4; 1 : 4,5 : 1,1; 1 : 4,2 : 1,2 bezogen auf die Opticusganglienzellen von Meßort 1 - 3. Äußere Körner verhalten sich zu inneren Körnern von Meßort 1 - 4 wie 1 : 3,1; 1 : 4,1; 1 : 3,5; 1 : 1,1.

f) Meisen (Parus major)

Die wohl stärkste Einsenkung der Fovea findet sich bei Parus major, bei dem die Fovea eigentlich nur aus einem tiefen Spalt besteht, der sich in der Tiefe fast tropfenförmig noch erweitert. Auch hier treten am Foveagrund nur sehr vereinzelt Opticusganglienzellen in Erscheinung. Alle Schichten sind fast völlig beiseite gedrängt. Auffällig dabei ist noch das Verhalten

Tab. 3

Spezies	Dickenzunahme Foveamitte zu Parafoveal. Reg.				Dickenzunahme Foveamitte zu Funduamitte				Dickenabnahme Parafov. Region zu Fundusmitte				Dickenabnahme Fundusmitte zu Ora			
	u	u	u Diff.	%	u	u	u Diff.	%	u	u	u Diff.	%	u	u	u Diff.	%
Passer dom	105	299	194	185	105	272	167	159	299	272	27	9,9	272	70	202	290
Pyrrhula p.	95	313	218	230	95	242	147	155	313	242	71	2,9	242	75	167	222
Coccothraustes c.	79	252	173	219	79	241	162	202	252	241	11	4,6	241	65	176	270
Turdus merula	103	277	124	120	103	256	153	149	277	256	23	9	256	59	197	334
Sturnus vulgaris	85	282	197	231	85	260	175	203	282	260	22	8,5	260	98	162	165
Parus major	44	265	221	551	44	262	218	495	365	262	3	1,1	262	72	190	264
Dendrocopus maj.	59	247	188	319	59	223	164	278	247	223	24	11	223	76	147	193
Coloeus monedula	78	261	183	234	78	261	185	235	261	261	0	0	261	74	187	252
Corvus frugi.	136	306	270	198	136	261	125	92	306	261	45	17	261	91	170	183
Falco (zentral)	95	282	187	197	95	184	89	94	282	184	98	53	184	82	102	124
Falco (lateral)	52	106	54	104	52	184	30	58	106	184	-78	28	"	"	"	"
Columba dom.	200	271	71	35	200	225	25	12,5	271	225	46	20	225	151	74	49
Anas domestica	206	228	22	11	206	233	27	8,8	228	233	-5	2	233	148	84	57

der Opticusganglienzellschicht, die fast bis auf den Grund der Fovea beinahe ihre ganze Stärke beibehält, auf einer kurzen Strecke dann fehlt und danach wieder fast auf ihre normale Breite anschwillt. Auch die Opticusfaserschicht verhält sich etwas anders als bei den vorherbesprochenen Tieren. Sie schrumpft schon im weiteren Umkreis der Fovea recht stark, ja verschwindet fast völlig. Diese Beschreibung stimmt auch mit den gefundenen Werten überein, wobei ein Anwachsen des Retinaquerschnitts von der Foveamitte zur parafovealen Region von 221 µ (551 %) gemessen wurde. Die Schichtdicke in der Foveamitte beträgt 44 µ, was der absolut niedrigste Wert aller von uns untersuchten Vogelarten war. Das Anwachsen der Retinagesamtdicke von Oranähe zur Fundusmitte um 190 µ bzw. 264 % liegt nur geringfügig höher als bei den anderen Vorgelarten. Eigentümlicherweise konnte keine auffällige Umwallung festgestellt werden, denn die Differenz von Fundusmitte zur parafovealen Region betrug nur 3 µ. Auffällig dagegen unterscheiden sich die Werte der Schichtenrelationen von denen der anderen Vogelarten am Meßort 3. 1 : 2,5 : 1,2; 1 : 4 : 1; 1 : 7,8 : 2,5. Die Relationen von äußerer zu innerer Körnerschicht unterscheiden sich dagegen kaum: 1 : 2,1; 1 : 3,9; 1 : 3,1; 1 : 1,9.

g) Specht (Dendrocopus major)

Die Fovea von Dendrocopus major ähnelt in der Form am ehesten der von Coccothraustes coccothraustes. Die Schichtenreduktion vollzieht sich wieder vor allem in der inneren plexiformen und inneren Körnerschicht. Am Foveagrund, der rundlich gestaltet ist, verschwindet die Opticusganglienzellschicht z.T. fast völlig. In auffälliger Weise verjüngt sich auf eine kurze

Strecke hin auch die äußere Körnerschicht. Die Fovea ist weit und von einem mäßigen Wall umgeben (Differenz zur Gesamtretinadicke im Fundusbereich 24 µ (11 %). Im Foveabereich ist eine Auflockerung der Kerndichte auffällig. Der Retinaquerschnitt der Foveamitte beträgt 59 µ, des parafovealen Bereichs 247 µ; das entspricht einer Differenz von 188 u und einem Zuwachs von 319 %. Dieser Wert liegt bedeutend höher als der Durchschnittswert der anderen untersuchten Vogelarten. Die des Retinaquerschnitts von Oranähe zur Fundusmitte beträgt 147 µ (193 %). Die Veränderung der Schichtenrelationen aus den drei Meßorten beträgt 1 : 2 : 0,8; 1 : 3,8 : 1,2; 1 : 4,2 : 1 bzw. äußere Körnerschicht zu innerer an den vier Meßorten 1 : 2,4; 1 : 3,2; 1 : 4,2; 1 : 0,9.

h) Dohlen (Coloeus monedula)

Coloeus monedula besitzt ebenfalls eine deutlich ausgeprägte Fovea. Bis auf die Rezeptorenschicht, die sich kaum verjüngt, werden alle Schichten stark reduziert, selbst die äußeren Körner werden fast ganz verdrängt. Die Einsenkung der Schichten erfolgt allmählich und symmetrisch; die gesamte Netzhaut scheint sanduhrartig eingezogen. Die Gesamtdicke in der Foveamitte beträgt 78 µ, im parafovealen Bereich 261 µ ebenso wie in der Fundusmitte. Das bedeutet ein Wachstum von 183 µ (234 %), das Wachstum von der Ora nach der Fundusmitte hin beträgt 187 µ (252 %). Die Schichtendicken der Kernschichten verhalten sich, bezogen auf die Opticusganglienzellschicht, an den drei Meßorten wie 1 : 2,4 : 1,4; 1 : 4,7 : 1,8; 1 : 4,1 : 2,3; die innere Körnerschicht zur äußeren 1 : 1,7; 1 : 2,6; 1 : 1,8; 1 : 0,98.

i) Krähen (Corvus frugilegus)

Die Form der Fovea von Corvus frugilegus ähnelt der von Coleus mon. sehr, ist aber bei weitem nicht so tief, auch ist die äußere Körnerschicht im Gegensatz zu Coleus mon. verbreitert, ebenso die äußere plexiforme Schicht. Hier ist nur die innere Körnerschicht sanduhrförmig eingezogen und erscheint wie eingedrückt. Die Gesamtdicke der Fovea beträgt 136 µ gegenüber einer Stärke von 306 µ der parafovealen Region, was einen Anstieg von 198 % darstellt. Der Anstieg von Oranähe auf Fundusmitte beträgt 170 µ (183 %). Im Verhältnis zur Opticusganglienzellschicht beteiligen sich die innere und äußere Körnerschicht an diesem Wachstum an den Meßorten 1 - 3: 1 : 1,7 : 2; 1 : 3,6 : 1,4; 1 : 4,4 : 1,4; das Verhältnis äußere zu innerer Körnerschicht ist dabei an den vier Meßorten 1 : 0,8; 1 : 2,5; 1 : 3,2; 1 : 0,58.

j) Falken (Falco tinnunculus)

Nach Angaben von Franz ist es wahrscheinlich, daß die Tagraubvögel ungefähr die doppelte (Rochon-Duvigneaud meint die fünffache, Pütter die eineinhalbfache) foveale Sehschärfe der menschlichen in ihrer zentralen Fovea haben, und es sprechen auch Lebendbeobachtungen für die über die menschlichen Verhältnisse hinausgehende Sehschärfe dieser Vögel. Danach ist es hier besonders interessant, ebenfalls ein Exemplar untersuchen zu können, vor allem auch auf die Unterschiede von zentraler und lateraler Fovea hin. Die zentrale Fovea ist besonders gut ausgeprägt; sie stellt einen keilförmigen Einschnitt dar, wobei vor allem die Opticusganglien-

schicht, Opticusganglienzellschicht, innere plexiforme und innere Körnerschicht an Stärke verlieren. Äußere plexiforme und Körnerschicht sowie die Rezeptorenschicht nehmen daran nicht teil. Im Gegensatz dazu erscheint die laterale Fovea sehr flach; hier verjüngt sich im besonderen nur die innere plexiforme Schicht. Die gesamte Retina verjüngt sich sanduhrförmig. Der Anstieg von Foveamitte zu parafovealer Region der zentralen Fovea beträgt 187 µ (197 %), der lateralen 54 µ (104 %). Der Schichtenzuwachs der Kernschichten bezogen auf die Opticusganglienzellschicht an den Meßorten 1 - 3 (wobei 3 hier parafovealer Bereich der zentralen Fovea bedeutet) 1 : 4 : 1,4; 1 : 5,4 : 1,4; 1 : 3,4 : 4,7. Für die laterale Fovea wurde im parafovealen Bereich ein Verhältnis von 1 : 6 : 2 errechnet. Die Verhältnisse von äußerer zu innerer Körnerschicht betragen an den Meßorten 1 - 4: 1 : 2,8; 1 : 3,8; 1 : 7,2 für die zentrale Fovea und an den Meßorten 2 und 3 der lateralen 1 : 1 und 1 : 2.

k) Tauben (Columba domestica)

Sowohl Columba domestica als auch Anas domestica besitzen wesentlich schwächer ausgebildete Foveae, bzw. nur Areae. Wie schon eingangs erwähnt, differierten die Foveae der Columbae sowohl in der Form als auch in der Ausdehnung. Aus der relativ großen Zahl der Exemplare haben wir daher einen Mittelwert errechnet. Dabei differieren zwar die Maße im einzelnen, bei der Errechnung der Relationen allerdings fanden wir eine erstaunliche Übereinstimmung. Allen Tauben gemeinsam war eine Schichtenreduktion der Opticusganglien-

schicht, auf die die Querschnittsabnahme im wesentlichen beschränkt war. In geringem Maße war daran auch immer die Opticusganglienzellschicht und die innere plexiforme Schicht beteiligt. Die Differenz von Foveamitte zu Parafovea betrug 71 µ (35 %). Der Gesamtanstieg aller Schichten von Oranähe zum Fundus hin war ebenfalls äußerst gering (74 µ = 49 %). Es konnte auch noch ein Anstieg der Gesamtdicke von Parafovea zu Fundus hin um 78 u beobachtet werden. Die Schichtenrelationen zueinander waren auffällig ähnlich an allen Meßorten (1 : 4 : 1,9; 1 : 3,7 : 1,5; 1 : 4,4 : 1,5). Das Verhältnis von äußeren zu inneren Körnern betrug 1 : 2,1; 1 : 2,5; 1 : 0,7; 1 : 1,9.

1) Enten (Anas domestica)

Ebenso wie Fritsch (1911) und Kajikawa (1923) fanden wir bei Anas domestica auch eine streifenförmige Area mit einer sehr seichten kleinen Fovea. Der Übergang der Fundusregion vollzieht sich äußerst allmählich; eine Schichtenreduktion ist nur in der Opticusfaserschicht zu erkennen, ja die Opticusganglienzellschicht wird sogar um eine Zellreihe vermehrt. Dadurch kommt auch der geringe Zuwachs von 22 µ (11 %) von Areamitte zu Parafovea zustande. Die Retina verdickt sich danach weiterhin zur Fundusmitte um 5 µ, um zur Ora um 84 u auf 148 µ abzunehmen. Die Verhältnisse der Zellschichten zueinander verändern sich von den Meßorten 1 - 4: 1 : 2,7 : 1,9; 1 : 4,1 : 1,3; 1 : 4,2 : 1,7. Äußere zu innere Körner verhalten sich dabei an den vier Meßorten von 1 : 1,5; 1 : 3,1; 1 : 2,5; 1 : 0,3.

m) Dichte der einzelnen Schichten

Um die Aussagekraft über die Veränderungen der Schichtdicken von der Ora zur Fundusmitte hin zu erhöhen, wurde die Kerndichte der Opticusganglien und der Photorezeptorenschicht mit herangezogen. Aus der Differenz der Verhältnisse ist ein Grad der Zentralisation bedingt ablesbar.

Im einzelnen fanden wir für Passer eine Abnahme der Dichte der Opticusganglienzellen bei Zunahme der Dichte der äußeren Körner von der Fundusmitte zur Oranähe hin, für Pyrrhula p. eine Abnahme der Dichte der äußeren Körner. Ebenfalls eine Abnahme der Opticusganglienzelldichte und Zunahme der Dichte der äußeren Körner fanden sich bei Coccothraustes c., Turdus merula, Parus major, Dendrocopus major und Coloeus monedula. Eine Abnahme der Dichte der Opticusganglienzellen bei geringerer Abnahme der Dichte der äußeren Körner wurde bei Sturnus vulg., Corvus frug. und Falco festgestellt. Nur bei Columba dom. und Anas dom. war bei Abnahme der Dichte der Opticusganglienzellen eine stärkere Abnahme der Dichte der äußeren Körner festzustellen, was bedeutet, daß hier keine Zentralisation festgestellt werden konnte.

Tab. 4

Spezies	Fundusmitte			Oranähe			Verhältnis Oranähe zu Verhältnis Fundusmitte
	OG	ÄK	Verh.	OG	ÄK	Verh.	
Passer dom.	2,3	2,5	1:1,1	1,6	4	1:2,4	1,3
Pyrrhula p.	2,9	2,1	1:0,7	1,5	2,1	1:1,4	0,7
Coccothraustes c.	3,1	2,9	1:0,9	1,4	3	1:2,1	1,2
Turdus merula	3,1	2,5	1:0,8	2,7	3,4	1:1,3	0,5
Sturnus vulg.	2,8	3,3	1:1,2	2,5	3,1	1:1,3	0,1
Parus maj.	3,9	3,2	1:0,8	2,2	4,4	1:1,5	0,3
Dendrocopus m.	2,1	3,3	1:1,6	1	4	1:4	2,4
Colœus mon.	3,4	1,8	1:0,5	1	2,5	1:2,5	2
Corvus frug.	2,5	2	1:0,8	1	1,3	1:1,3	0,5
Falco tinn.	3	3,9	1:1,3	1,	2,4	1:2	0,7
Columba dom.	1,3	2,7	1: ,1	1	1,9	1:1,9	-0,2
Anas dom.	1,1	2,	1:2	0,75	1,	1:2,5	0,5

OG = Dichte der Optikusganglienzellschicht

ÄK = Dichte der Äußeren Körnerschicht

Die Tabelle zeigt die Verhältnisse der Dichte an den beiden Meßorten Oranähe und Fundusmitte. In der letzten Sparte zeigt sich die Differenz der Verhältnisse und damit der Grad der Veränderungen zur Fundusmitte hin.

Diskussion

Vergleichende Studien über quantitative Analyse der neuronalen Netzhautgliederung anhand der relativen Schichtdicken der drei Retinaneurone bei Vögeln liegen bisher nicht vor. Ausführliche Untersuchungen über den histologischen Feinbau der Vogelretina existieren jedoch in großer Zahl (Franz, Kahmann, Kajikawa, Rochon-Duvigneaud, Oehme), allerdings sind diese meist ganz deskriptiv orientiert. Für die vorliegende Studie standen zwölf Vogelarten zur Verfügung, die in keiner Weise besonders selektiert wurden.

Zunächst wird Gestalt, Art und Ausprägung fovealer bzw. arealer Strukturen in der Vogelretina beschrieben und schließlich die Netzhautgliederung anhand der relativen Schichtdicken an genau definierten Meßorten analysiert. Dabei wurden die einzelnen Netzhautschichten genau vermessen und in Beziehung zueinander gebracht. Die absoluten Meßwerte sagen nur bedingt etwas aus, da eine Schrumpfung der Präparate bei der Fixation nicht zu vermeiden ist. Da jedoch alle Präparate in gleicher Weise behandelt wurden, sind die gefundenen Werte dennoch untereinander vergleichbar. Das Hauptaugenmerk liegt daher auf den Verhältnis- oder Prozentzahlen.

Die Bestimmung der Schichtdicken erfolgte jeweils an vier repräsentativen Stellen (Oranähe, Fundusmitte, parafoveale Region, Fovea- bzw. Areamitte). Dabei wurde darauf geachtet, daß nur senkrechte und artefaktfreie Schnitte durch die Retina für die Messungen verwandt wurden. Auf diese Weise war es recht gut möglich, die relativen Schichtdickenverhältnisse zu er-

mitteln, wobei allerdings die Werte für die Rezeptorenschicht nicht ganz zuverlässig sind, da die Außenglieder postmortal rasch verfallen.

Wenn auch eine reine Schichtenmessung und der Vergleich ihrer Änderungen ohne vergleichende Kernzählungen keine endgültige Aussage über die Zentralisation machen kann, so gibt sie dennoch wichtige Anhaltspunkte. Um die gefundenen Werte noch weiter zu vertiefen, wurde deshalb noch ein Vergleich mit den Dichten der Kerne innerhalb der Schichten durchgeführt, so daß bei der Mehrzahl der von uns untersuchten Arten der Grad der Zentralisation besser erfaßt werden konnte. Nur Columba dom. und Anas dom. zeigten etwas andere Verhältnisse, ebenso wie interessanterweise auch die laterale Fovea von Falco.

Betrachtet man zunächst die reinen Schichtdicken von Opticusganglienzellen zu äußeren Körnern einmal im Orabereich sowie auch im Fundusbereich, so zeigt das sich in der Regel verkleinernde Zahlenverhältnis eine Tendenz an, die als Ausdruck einer Zentralisation gewertet werden kann. Exakte Zahlenangaben sind aus Tab. 2 zu entnehmen.

Auffällig ist die Größe der Bipolarenschicht. Wie eingangs bereits erwähnt, ist die Schicht der Bipolaren immer wesentlich dicker als die der äußeren Körner, die eigentlich keinen großen Schwankungen unterworfen sind, im Gegensatz zu den von Rohen und Castenholz (1967) untersuchten Primaten mit einer Fovea centralis, bei denen immer ein starkes Anwachsen der äußeren Körnerschicht gerade im fovealen Bereich zu erkennen war. Dagegen war die Ausprägung der Bipolaren nicht so stark wie bei der Vogelretina. Die im Gegensatz dazu ausge-

prägte Entwicklung des interneuronalen Schaltapparates bei Vögeln weist auf vielfältige horizontale Verknüpfungen hin, die ein hochentwickeltes Kontrast- und Bewegungssehen ermöglichen. Gerade die Messungen im parafovealen Bereich, der durch ein mächtiges Anwachsen der inneren plexiformen Schicht und der Bipolaren gekennzeichnet ist, zeigt, daß die Werte der inneren Körnerschicht auch in diesem Zusammenhang gesehen werden müssen.

Die Zahlenverhältnisse lassen vermuten, daß sich die Struktur der Retina von der Ora her zur Fundusmitte und im besonderen Maße dann weiter zur Fovea centralis hin im Sinne einer Spezialisierung und Verfeinerung der neuronalen Verknüpfungen wandelt. Das Maß der Spezialisierung scheint einerseits abhängig vom Biotop und der Art der Nahrungssuche, andererseits vom Grad der Domestikation zu sein.

In Tab. 1 wurden die genauen Meßergebnisse aller Netzhautschichten eingetragen. Auf die Messung der Pigmentepithelschicht wurde bewußt verzichtet, da diese häufig ganz oder teilweise abgelöst war, so daß hier kein klares Bild entstanden wäre. Die Werte der Gesamtdicken zeigen eine weitgehende Übereinstimmung bei allen Vogelarten. Die größten Unterschiede sind bei den Werten der Foveamitte zu erkennen. Gleichzeitig zeigt sich, daß Columba dom. und Anas dom. über eine wesentlich flachere Fovea bzw. Area verfügen als die anderen untersuchten Species. Der niedrige Wert von Falco in der parafovealen Region der lateralen fovea erklärt sich vielleicht durch die Oranähe dieser Fovea.

Tab. 3 zeigt die Veränderung der Gesamtdicken in den verschiedenen Meßbereichen, besonders von der Foveamitte und der parafovealen Region. Um einen besseren Vergleich der Arten untereinander anstellen zu können, wurden die Retinaquerschnitte in Fovea- und Fundusmitte verglichen. Dabei zeigte sich, daß Parus major mit Abstand die tiefste Fovea von allen untersuchten Vogelarten besitzt. Etwa gleiche Werte finden sich bei Passer, Pyrrhula p. und Turdus merula mit rund 150 %. Coccothraustes c. und Sturnus vulg. verfügen ebenfalls über ähnliche Werte, die ca. 200 % betragen und damit etwa tiefer liegen, als bei Colœus mon. und Dendrocopus major. Corvus frug. mit 92 % und Falco mit 94 % liegen weit unter diesen Werten, was vor allem für Falco erstaunlich ist. Dies erklärt sich allerdings dadurch, daß bei Falco die Retinaschichten in besonders starkem Maße beiseitegedrängt werden und dadurch eine kräftige Umwallung zustande kommt, die dann die Einsenkung tiefer erscheinen läßt. Dies ist abzulesen an der Differenz von Fundusmitte und Parafovea, die 98 % beträgt. Columba dom. und Anas dom. als Vertreter einer Area tragenden Vogelart besitzen die seichtesten Vertiefungen.

Die Bedeutung der zentralen Netzhautregion verdeutlicht das Wachstum aller Schichten von der Oranähe zur Fundusmitte hin. Diese Tendenz läßt sich bei allen Vogelarten, wenn auch mit unterschiedlicher Stärke feststellen. Am stärksten ist dies bei Turdus merula mit einem Zuwachs von 334 %, am wenigsten wiederum bei Columba (49 %) und Anas (57 %) ausgeprägt. Falco mit 124 % hat gegenüber der Mehrzahl der untersuchten Arten ebenfalls einen relativ geringen Zuwachs des Retinaquerschnittes. Die Gesamtdicke im Fundusbereich ist auch die geringste aller von uns untersuchten Arten.

Um gleichzeitig außer den genauen Zahlen und Prozentangaben ein vergleichbares Material an die Hand zu bekommen, das aussagekräftig sein kann für die neuronalen Verknüpfungen der drei Retinaneurone, wurden einmal die Verhältnisse von Bipolaren und äußeren Körnern in ihrer Schichtdicke mit der der Opticusganglienzellen errechnet und verglichen (Tab. 2). Zum anderen wurde das Verhältnis äußere Körnerschicht und Bipolarenschicht errechnet. Dabei ergab sich, daß das Verhältnis von der Ora nach der Fundusmitte hin relativ konstant von 1 : 2 auf 1 : 4 stieg. Diese Zahlenangaben allein könnten eine Zentralisierung der Vogelretina im Sinne einer Veränderung der neuronalen Verknüpfung nicht hinreichend beweisen. Dies wird erst dann möglich, wenn man aus absoluter Kernzahl, Meßstrecke und Schichtenbreite die Kerndichte ermittelt und dadurch einen genauen Vergleich möglich macht. Dadurch ergeben sich dann ebenfalls indirekte Hinweise auf die Zentralisation der Retina im ganzen. Die Dichten wurden in Tab. 4 zusammengestellt. Es wurden dabei ausschließlich die Opticusganglienzellen mit den äußeren Körnern in ein Verhältnis gebracht und zwar in den Bereichen Oranähe und Fundusmitte. Auch dabei ergab sich bei allen untersuchten Tierarten eine gewisse Zentralisationstendenz, mit Ausnahme von Columba und Anas. Der Vergleich mit den Befunden von Rohen und Castenholz (1967) zeigt jedoch, daß im Vogelauge diese Zentralisationstendenz wesentlich geringer ist als bei Primaten. Zu versuchen, aus diesem Zahlenmaterial Rückschlüsse auf die neuronale Gliederung der Netzhaut zu ziehen oder Schaltschemata anzufertigen, wäre voreilig und unangebracht.

Um noch genauere Ergebnisse zu erhalten, wäre es wünschenswert gewesen, ein noch reichhaltigers Material

vor allem auch von nachtaktiven Vögeln zur Verfügung zu haben.

Dennoch konnten am vorliegenden Material erste Hinweise für den jeweiligen Zentralisationsgrad der untersuchten Spezies gewonnen werden.

Zusammenfassung

Die vorliegende Untersuchung ist als Beitrag zum Problem der Zentralisation gedacht. Von lebendfrisch fixierten Retinae aus zwölf Vogelarten wurden histologische Horizontalschnittserien aus der Region der Fundusmitte angefertigt. Zur morphometrischen Auswertung wurden nur Schnitte verwendet, bei denen die Retina exakt quer getroffen war. An vier definierten Punkten wurde die Gesamtbreite und die Breite der einzelnen Retinaschichten gemessen. Die Gesamtstärken der Schichten schwankten zwischen 59 µ und 91 µ in Oranähe, wobei Columba dom. und Anas dom. mit den wesentlich höheren Werten von 151 µ bzw. 148 µ hervorstachen. In der Fundusmitte lagen die Werte recht einheitlich um 250 µ, dabei zeigte nur Falco einen geringeren Wert von 184 µ. Ausführliche Angaben sind aus Tab. 1 ersichtlich.

Es wurde besonders auf die Veränderung der Relationen der drei Kernschichten von peripheren zu zentralen Retinaabschnitten geachtet. Dabei ergab sich ein relativ starkes Wachstum der inneren Körnerschichtdicke, während sich die Relationen allein der Schichtdicken von Opticusganglienzellschicht zu äußerer Körnerschicht in der Mehrzahl um 0,2 Einheiten verringerten (Tab. 2). Der Dickenvergleich zeigt eine deutliche Zentralisationstendenz, die aber im ganzen wesentlich schwächer ist als die von Rohen und Castenholz (1967) bei Primaten festgestellte Zentralisation. Nimmt man weiter noch die Veränderung der Dichte der Kernschichten hinzu, dann erweist sich, daß die Dichte der Opticusganglienzellschicht zur Fundusmitte hin stetig zunimmt, die Dichte der äußeren Körner dagegen abnimmt, oder bei einigen Arten nur geringfügig zunimmt, was

bedeutet, daß sich das Verhältnis von Opticusganglienzellen zu äußeren Körnern zur Fundusmitte hin zu Gunsten der Opticusganglien verschiebt, woraus gefolgert werden kann, daß dabei immer weniger Rezeptoren auf eine Ganglienzelle geschaltet werden; d.h. die neuronale Schaltung wird in der Retina funduswärts individualisiert. Daraus ergibt sich für Coleus mon. und Dendrocopus m. eine relativ ausgeprägte Zentralisation, für Columba dagegen kein Hinweis auf eine solche und für die anderen untersuchten Arten nur eine mäßige Zentralisationstendenz.

Sehr unterschiedlich bei den untersuchten Vogelarten war auch die Ausprägung der jeweiligen Fovea centralis, ihre Gestalt und ihre Tiefe. Parus maj. verfügt über die mit Abstand tiefste Fovea mit 495 % Zuwachs der Retinagesamtstärke von Foveamitte zur Fundusmitte. Mit weitem Abstand folgen Dendrocopus m., Coleus mon., Coccothraustes c. und Sturnus vulg. mit einer durchschnittlichen Zuwachsrate von 220 %. Die Foveae centrales der übrigen untersuchten Arten waren noch seichter. Die Fovea mit der geringsten Tiefe besitzt Columba dom. Bei ihr beträgt der prozentuale Zuwachs von Foveamitte zur Fundusmitte hin nur 12,5. Anas dom., die nur über eine rinnenförmige Area centralis mit einer rundlichen, äußerst flachen fovealen Einsenkung verfügt, beträgt die Zuwachsrate sogar nur 8,8 %.

Alle untersuchten Vogelnetzhäute besitzen eine relativ dicke innere Körnerschicht, die immer mächtiger ist als die äußere Körnerschicht. Dies steht im Gegensatz zu den von Rohen und Castenholz untersuchten Primatennetzhäuten. Das auffällige Anwachsen der inneren Körnerschicht erklärt sich aus einer Vermehrung der Horizontalzellen und Amakrinen, worauf im wesentlichen das ausgeprägte Kontrast- und Bewegungssehen der Vögel beruht.

Literaturverzeichnis

CHIEVITZ, J.H. Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. Anat. Physiol., anat. Abt. (Arch. Anat. Entw.gesch.) 1889, Suppl.: 139-196 (1889). - Über das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen Arch. Anat. Physiol. (= Arch. Anat. Entw.gesch.) 1891, 311-334

DÜKER, G. Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden, Zool. Beitr. 3, 25-99 (1957). - Untersuchungen an der Retina einiger Viverriden. Z. Zellforsch. 51, 43-49 (1959)

FRANZ, V. Vergleichende Anatomie des Wirbeltierauges, in: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. und Lubosch, W., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II/2, pp. 989-1292 (Urban und Schwarzenberg, Wien 1934)

FRITSCH, G. Der Ort des deutlichen Sehens in der Netzhaut der Vögel, Arch. Mikrosk. Anat. 78, 245-270 (1911)

KAHMANN, H. Über das foveale Sehen der Wirbeltiere I Über die Fovea centralis und die Fovea lateralis bei einigen Wirbeltieren Arch. Ophth. 135, 265-276 (1936)

KAJIKAWA, I. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Vogelauges
Arch. Ophth. 112, 260-346 (1923)

KOLMER, W. Zur Kenntnis des Auges der Primaten
Z. Anat. Entw.gesch. 93,679-722 (1930)

KRAUSE, W. Die Retina der Vögel
Internat. Monatsschr. Anat. Physiol. 11, 1-117 (1894)

LOCKIE, J.D. A comparison of some aspects of the retinae of the Manx shearwater, fulmar petrel, and house sparrow.
Quart. J. micr. Sci. 93, 347-356 (1952)

OEHME, H. Vergleichend-histologische Untersuchungen an der Retina von Eulen
Zool. Jb. Anat. 79, 439-478 (1961).
- Das Auge von Mauersegler, Star und Amsel, J. Ornithol. 103, 187-212 (1962)

ROCHON-DUVIGNEAUD, A. La situation des foveae simples et doubles dans la retine des oiseaux et la probleme de leurs fonctionelles
Ann. d'oculistique 157 (1920)

ROHEN, J.W. u. CASTENHOLZ, A. Über die Zentralisation der Retina bei Primaten
Folia primat. 5, 92-147 (1967)

ROHEN, J.W. Anatomie des Auges, in: Velhagen, K., Der Augenarzt, Bd. I, (Thieme, Leipzig, 1. Aufl., 1958)

ROMEIS, B. Mikroskopische Technik, 15. Aufl. München (1948)

SCHULTZE, M. Zur Anatomie und Physiologie der Retina, Arch. Mikr. Anat. 2 (1866)

SCHWARTZKOPFF, J. Physiologie der höheren Sinne bei Säugetieren und Vögeln J. Orn. 101, 61-91 (1960)

SLONAKER, J.R. A physiological study of the anatomy of the eye and its accessory parts of the English sparrow (Passer domesticus), J. Morphol. 31, 351-460 (1918)

TANSLEY, K. The retina of two nocturnal geckos, Hermidactylus turcicus and Tarentola mauritanica Pflügers Arch. ges. Physiol. 268, 213-220 (1959)
The retina of a diurnal gecko (Phelsuma madagascariensis longinsulae) Pflügers Arch. ges. Physiol. 272, 262-269 (1961)

An dieser Stelle möchte ich
Herrn Professor Rohen für die
freundliche Überlassung des
Themas und die Förderung der
Arbeit danken.

Lebenslauf:

Ich, Rüdiger Wagner wurde am 27.2.1945 in Marburg/L als Sohn des Dr. Bernhard Wagner, Zahnarzt, und der Ursula Wagner-Popp geb. Popp geboren.
Von 1952-56 besuchte ich die Volksschule in Karlsruhe. Von 1956-66 war ich Schüler des humanistischen Bismarck-Gymnasiums in Karlsruhe, wo ich am 14. März 1966 die Reifeprüfung bestand. Von 1966 bis Dezember 1971 studierte ich in Marburg/L Zahnheilkunde. Die Bestallung zum Zahnarzt erhielt ich am 13. Dezember 1971.